DOI:10.11931/guihaia.gxzw202310035

遮阴对 3 种毛茛科植物光合特性的影响及耐阴性评价

韩睿婷，赵丹丹，王维艺，张鸽香*
（南京林业大学 风景园林学院，南京 210037）

摘要：为探究毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草三种毛茛科植物对不同光环境的响应机制，该文设置 5 个光梯度的处理水平（0%、30%、50%、70%和 90%的遮阴程度），测定三种植物的光合指标，研究不同遮阴处理对其光合特性的影响以及耐阴性评价。结果表明：随遮阴程度逐渐增加，（1）3 种植物的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素（a+b）和类胡萝卜素含量呈上升趋势，而叶绿素 a/b 含量则下降。（2）3 种植物的表观量子效率（AQY）均先上升后下降；毛茛和卵瓣还亮草最大净光合速率（P_{max}）呈先升后降的变化趋势，华东唐松草的 P_{max} 呈下降趋势；3 种植物的光饱和点（LSP）、光补偿点（LCP）、暗呼吸速率（Rd）则均逐渐降低。（3）三种植物的初始荧光（F_o）先下降后上升，最大荧光（F_m）、可变荧光（F_v）、PSⅡ最大光化学效率（F_v/F_m）和 PSⅡ潜在活性（F_v/F_o）值则先上升后下降；热耗散的量子比率（φDo）、单位反应中心耗散掉的能量（DIo/RC）呈先下降后上升的变化趋势，电子传递量子产额（φEo）、单位反应中心吸收的光能（ABS/RC）、单位反映中心所捕获的光能（TRo/RC）、单位反映中心用于传递电子的能量（ETo/RC）、光合性能指数（PIabs）及综合性能指数（PItotal）呈先上升后下降趋势。（4）利用主成分分析、隶属函数法等分析方法对 20 个单指标进行综合分析，三种植物的耐阴性排序为：华东唐松草＞卵瓣还亮草＞毛茛。综上结果认为，三种毛茛科植物对光照有着不同的适应能力，该结论为毛茛科植物在园林绿化的应用中提供了依据。

关键词：毛茛科，遮阴，光合特性，耐阴性，评价
中图分类号：Q945.11 文献标识码：A

Effects of shading on photosynthetic characteristics and shade-tolerance evaluation of three Ranunculaceae plants

HAN Ruiting, ZHAO Dandan, WANG Weiyi, ZHANG Gexiang*
(*College of Landscape Architecture*, *Nanjing Forestry University,* Nanjing 210037, China)

Abstract: In order to investigate the response mechanism of *Ranunculus japonicus*, *Thalictrum fortunei* and *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri* in different light environments, five shade treatment levels (0%, 30%, 50%, 70% and 90% shade degree) were set in this study, the photosynthetic indexes of the three plants were determined, and the effects of different shade treatments on their photosynthetic characteristics and shade-tolerance evaluation were studied. The results were as follows: with the increase of shading degree, (1) The contents of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll (a+b) and carotenoid increased, while the content of chlorophyll a/b decreased with further increase of the shade degree of stress. (2) The apparent quantum efficiency (AQY) of the three plants increased first and then decreased;The maximum net photosynthetic rate (P_{max}) of *R. japonicus* and *D. anthriscifolium* var. *savatieri* showed a trend of first rising and then decreasing, while the Pmax of *T. fortunei* showed a decreasing trend.The light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate(Rd) of the three plants decreased gradually. (3) The original fluorescence (*Fo*) decreased first and then increased, while the maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), maximum photochemical efficiency of PSⅡ (F_v/F_m) and potential activity of PSⅡ (F_v/F_o) values increased first and then decreased; The quantum ratio of heat dissipation (φDo) and the energy dissipated per unit reaction center (DIo/RC) decreased first and then increased, while electron transport quantum yield(φEo), light energy absorbed per unit reaction center (ABS/RC), light energy captured per unit reaction center (TRo/RC), energy used to transfer electrons per unit reaction center (ETo/RC), photosynthetic performance index (PIabs) and comprehensive performance index (PItotal) increased first and then decreased.

基金项目：国家重点研发计划课题（2019YFD1100404）。
第一作者：韩睿婷（1998-），硕士研究生，研究方向为园林植物生理应用研究，（E-mail）1047994002@qq.com。
***通信作者：**张鸽香，博士，副教授，研究方向为园林植物栽培与应用研究，（E-mail）nld_zhang@njfu.com.cn。

(4) Through comprehensive analysis of 20 single indicators by using analysis methods such as principal component analysis and membership function method. The shade-tolerance of the three plants ranked as *T. fortunei* > *D. anthriscifolium* var. *savatieri* > *R. japonicus*. In conclusion, the three species of goldenseal have different adaptability to light, which provides a basis for the application of goldenseal in landscaping.
Keywords: Ranunculaceae, shading, photosynthetic characteristics, shade-tolerance, evaluation

光在植物生长发育中有着特殊的重要地位，其不仅能影响植物体内的光合碳同化过程，也为植物生长提供了不可或缺的能量（Wit et al.,2016）。光强在影响植物光合作用的同时，也能通过光合色素的改变来调节植物的生长发育，使植物更好地适应外界环境变化（史莹莹，2020）。光合作用是植物生长发育的基础，遮阴可以降低叶面及土壤温度、增加土壤水分含量，促进植物的光合作用，促进有机物的积累（陈佩等，2010）。随着光强减少，植物一般会通过增加叶绿素含量、降低光补偿点和呼吸消耗、提高量子效率的策略以增加自身对弱光环境的适应能力（王亚楠等，2020）。随着城市化进程的推进，城市建筑密度增加，布局呈现多样化趋势，使得城市荫蔽环境增加、光环境更加复杂，因此研究植物对光的响应机制对营造生态城市有着现实意义（于盈盈等，2015）。

毛茛科（Ranunculaceae）植物多为一年至多年生草本，叶通常互生或基生，其在世界范围内分布广泛，主要集中于温带、寒温带等地，中国有 42 属 720 种，大多种属分布于西南山地（刘慧杰等，2016；穆赢通等，2022）。毛茛科植物花色鲜艳、形态多变，观赏价值极高，部分植物已被成功应用于园林绿化中，且由于其含有多种化学成分，也有很高的药用价值（胡露洁等，2015）。目前，有关毛茛科植物的研究主要集中于资源调查以及药用价值方面，部分植物具有一定的耐热性以及抗旱能力，而有关耐阴性的研究展开较少（莫健彬等，2022；张丽娟等，2022）。在对青藏高原高寒草甸的三种毛茛科植物的研究中发现，遮阴处理下，矮金莲花（*Trollius farreri*）、钝裂银莲花（*Anemone obtusiloba*）及露蕊乌头（*Aconitum gymnandrum*）可以通过较少营养生长，减少花数等策略适应弱光环境（孟金柳，2010）。毛茛（*Ranunculus japonicus*）、华东唐松草（*Thalictrum fortunei*）和卵瓣还亮草（*Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*）为毛茛科三种草本植物，其株型优美、花色艳丽、叶翠繁茂且早春开花，具有极高的园林应用前景，不仅可以丰富早春城市植物景观、增加本土特色，也能带来巨大的经济及社会效益。目前，对毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草的研究主要集中于成分研究（郑威，2006）、植物资源调查（肖海明等，2019）、叶绿体基因组及系统发育（王媛媛等，2020）等方面，对其在耐阴性方面的研究尚未展开，不利于其在城市园林中的应用，因此本文通过对三种植物光合响应机制的探讨及比较三种植物的耐阴性，为其在园林中的应用提供关键信息。

本研究以野外移植的毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草植株为研究对象，通过遮阴胁迫后对植物叶绿素含量、光合响应参数及叶绿素荧光特性的测定，采用主成分分析法和隶属函数分析法，拟探讨以下问题：（1）三种毛茛科植物在不同光照下各自的响应策略；（2）不同遮阴强度下，三种毛茛科植物对光照适应性的差异；（3）三种毛茛科植物耐阴性的比较。以期筛选耐阴性较强的毛茛科植物，为其在国内的应用与推广提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地位于南京林业大学国家园林实验教学示范中心（东经 118 °49 ′、北纬 32 °05 ′），该区地处长江下游，属亚热带季风气候，年平均气温 16 ℃，年平均降水量 1 034 mm。2021 年 1 月初，将毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草（均为南京紫金山移植）植株移植进塑料花盆（直径 21 cm、高 18 cm）中，每盆栽植 2 棵，种植土壤为园土与营养土的混合基质（比例为 2：1）。将材料放置于南京林业大学园林教学示范中心内缓苗，期间保持水肥条件一致，排除其他无关变量的影响。

1.2 试验设计

选用透光率不同的遮阴网搭设遮阴棚，遮阴网规格为 3 m×1.5 m×1.5 m（长×宽×高），间距为 5m。根据前人研究结果，设置 5 个光照水平：全光照（CK，1 500~1 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$）、30%遮阴程度（T1，

1 000 ~ 1 100 μmol·m^{-2}·s^{-1}）、50%遮阴程度（T2，700 ~750 μmol·m^{-2}·s^{-1}）、70%遮阴程度（T3，400 ~ 450 μmol·m^{-2}·s^{-1}）和 90%遮阴程度（T4，100 ~120 μmol·m^{-2}·s^{-1}）（田琳琳等，2019）。每个处理设置 3 个重复，每个重复处理 15 盆，3 种植物共计 675 盆，实验于 2021 年 3 月 1 日开始。基于预实验结果，遮阴 40d 时，毛茛科部分植物生长受到严重抑制，因此于遮阴 35 d 的上午 8:00 采集新鲜叶片测定叶绿素含量，上午 9:00-11:00 测定光响应曲线及叶绿素荧光参数。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 叶绿素含量测定

从各处理中随机选取生长良好的 3 株幼苗，选取植株主枝从上至下第 3 至第 5 枚生长基本一致且健康完整的叶片，将叶片洗净、剪碎、混匀。参考李合生（2020）的方法取样品 0.05g 放入 10 mL 离心管内，加入 80%的丙酮 10 mL，置于 4℃冰箱黑暗提取，每隔 6 h 震荡一次，浸泡至叶片变白，使用 Lambda 365 紫外分光光度计（美国 PerkinElmer 公司），分别在 663 nm、646 nm、470 nm 下测定吸光度。

1.3.2 光合-光响应参数测定

从各处理中随机选取生长良好的 3 株幼苗，叶片选取标准与叶绿素含量测定标准一致，于上午 9:00 至 11:00（晴朗无风天气），使用 CIRAS-3 型便携式光合仪（美国 PP-system 公司）进行参数测定。通过控制红蓝光 LED 光源，设置不同的光合有效辐射（PAR）梯度：1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、25、0 μmol·m^{-2}·s^{-1}13 个光照强度，测定不同 PAR 下植物的净光合速率（net photosynthetic rate，P_n），利用叶子飘的双曲线修正模型拟合各遮阴处理下 3 种植物的光响应曲线，计算出最大净光合速率（maximum net photosynthetic rate，*P*max）、光饱和点（light saturation point，LSP）、光补偿点（light compensation point，LCP）、表观量子效率（apparent quantum yield，AQY）和暗呼吸速率（dark respiration rate，Rd）。测定时，CO_2 浓度为 380~420 μmol·mol^{-1}，叶室温度为 25 ℃，光合有效辐射为 1 200 μmol·mol^{-2}·s^{-1}，叶室湿度为 80 %。 每个指标重复测定 3 次，结果取平均值。

1.3.3 叶绿素荧光参数测定

从各处理中随机选取生长良好的 3 株幼苗，叶片选取标准同叶绿素含量测定标准一致，于上午 9:00 至 11:00（晴朗无风天气），使用 Handy PEA 植物效率分析仪(英国 Hansatech Instrument 公司)进行参数测定。测定前，避开主叶脉夹住叶片，暗适应 20min 后，移开叶夹，直接测定，对相关荧光参数进行分析。每个指标重复测定 3 次，结果取平均值。

1.4 数据处理

使用 EXCEL 2010 软件整理数据，使用 SPSS 25.0 软件进行数据分析，运用 PEAPlus 软件解析叶绿素荧光参数。参照前人方法（罗耀等，2013；史莹莹，2020），使用主成分分析和隶属函数法对 3 种毛茛科植物的耐阴性进行评价。

耐阴系数α=70%遮阴率下各指标测定值/对照组测定值；

隶属函数：$u(X_i)=(X_i-X_{min})/(X_{max}-X_{min})$；

权重：$Wi = Pi/\sum_{i=1}^{n} Pi$；

综合评价值：$D=\sum_{i=1}^{n}[u(Xi)\times Wi]$。

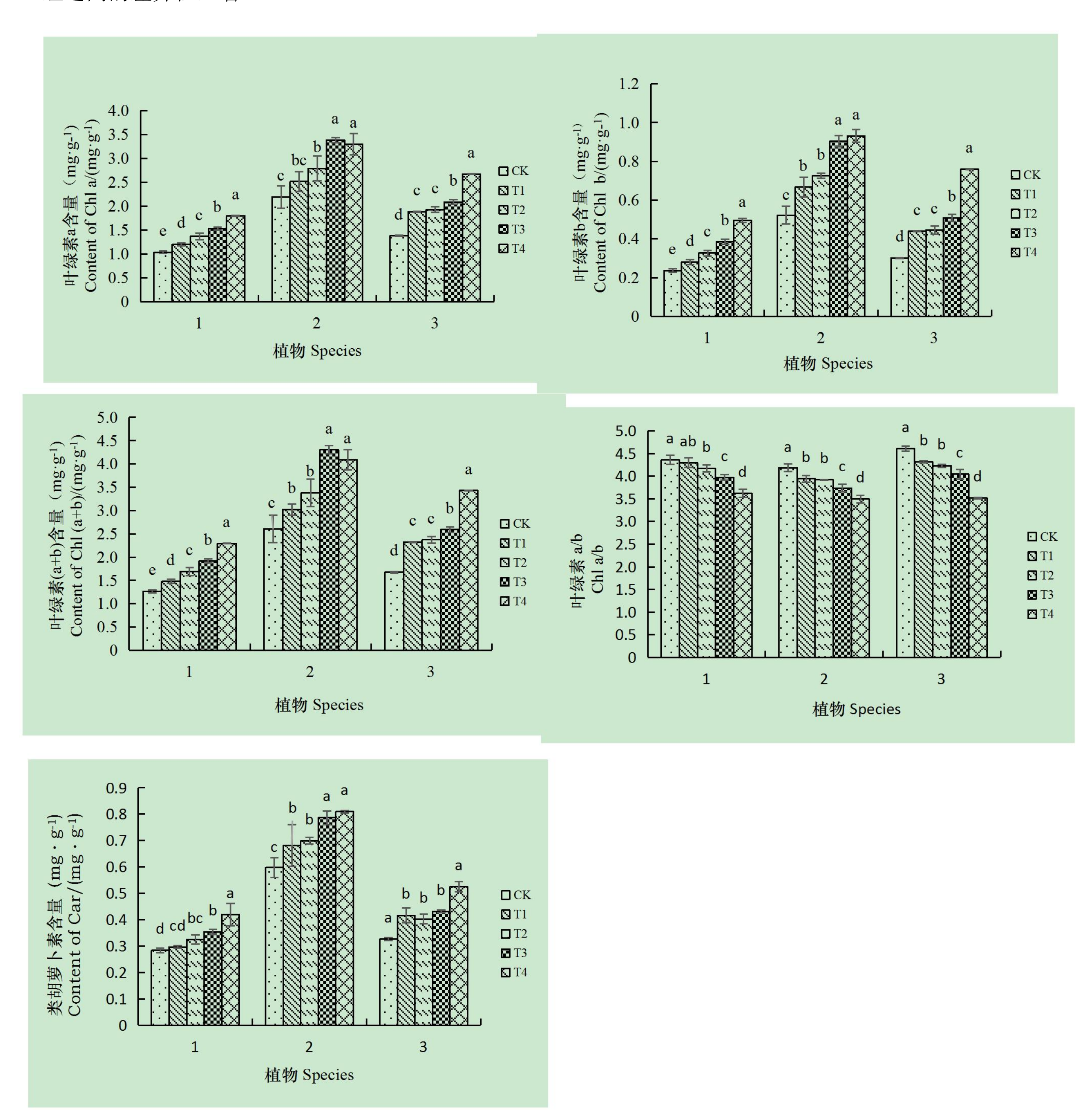
式中：X_i 表示第 *i* 个综合指标，X_{min} 表示第 i 个综合指标里的最小值，*X*max 表示第 *i* 个指标里的最大值，W_i 表示第 i 个综合指标在所有综合指标中所占比重，P_i 表示第 i 个综合指标的贡献率，*D* 值表示植物在遮阴环境下用综合指标评价得到的耐阴性综合评价值。将隶属函数值进行累加并取平均数，根据平均隶属函数值综合评价 3 种植物的耐阴能力。

2 结果与分析

2.1 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片叶绿素含量的影响

由图 1 可知，随遮阴程度加深，毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草各处理组叶绿素 a（Chl a）、叶绿素 b(Chl b)、叶绿素（a+b）(Chl a+b)和类胡萝卜素（carotenoid，Car）含量均高于对照组且总体呈

现递增趋势。三种植物在上述指标中的整体排序均为：华东唐松草＞卵瓣还亮草＞毛茛，其中，毛茛各组间均有显著差异，华东唐松草和卵瓣还亮草处理组均与对照组形成显著差异。三种植物的叶绿素 a/b（Chl a/Chl b）含量随胁迫程度加深而下降，其中，华东唐松草和卵瓣还亮草各处理组与对照组之间的差异性显著。



1. 毛茛；**2.** 华东唐松草；**3.** 卵瓣还亮草。CK、T1、T2、T3、T4 分别为全光照、30%、50%、70%、90%遮阴程度。不同小写字母表示在 0.05 水平上处理间差异显著。下同。

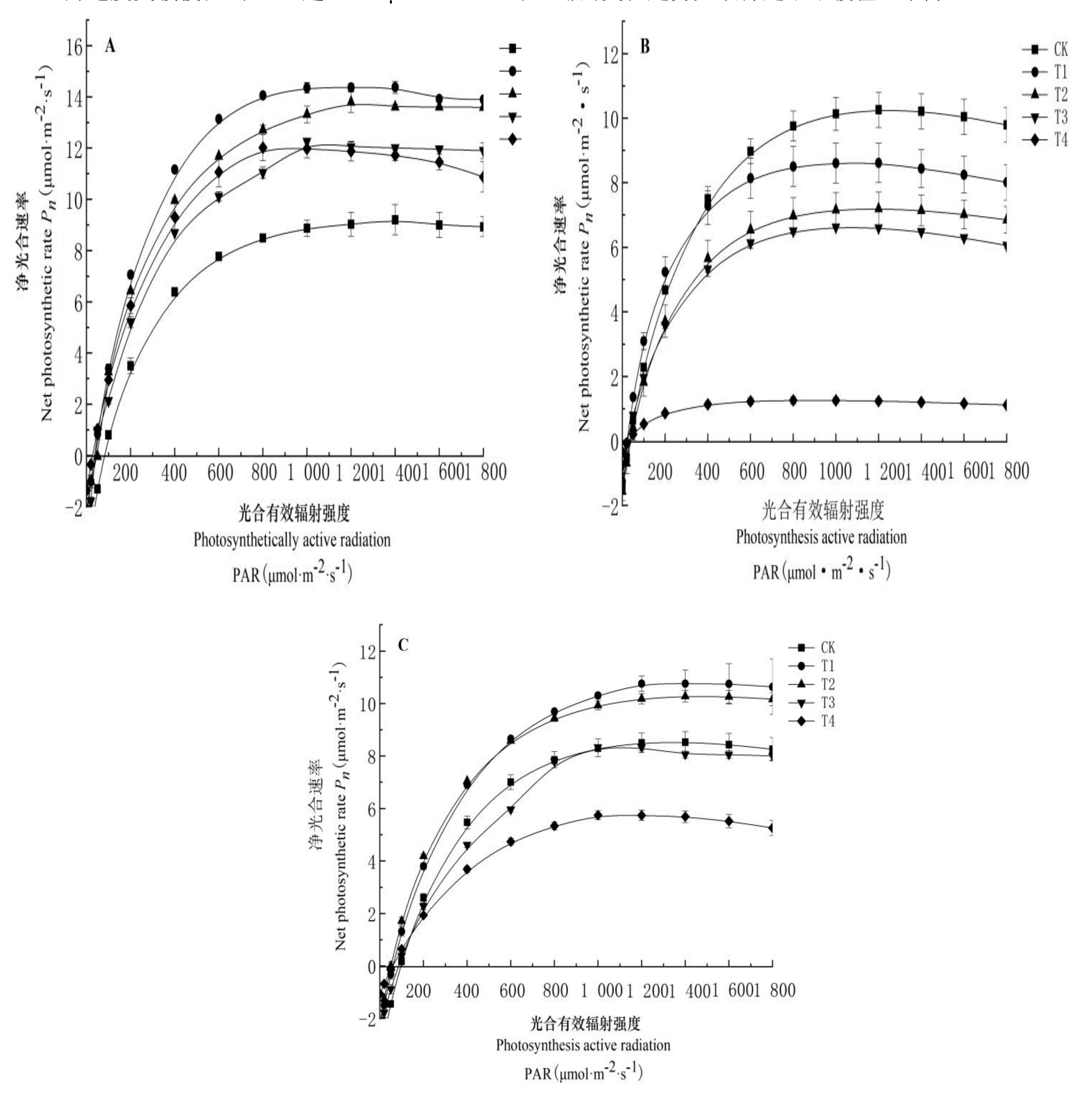
1. *Ranunculus japonicus*; **2.** *Thalictrum fortunei*; **3.** *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*. CK, T1, T2, T3, T4 are full sunlight, and 30% , 50% , 70%, 90% shade degrees. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The s ame below.

图 1 不同遮阴条件下 3 种毛茛科植物叶片的叶绿素含量

Fig.1 Chlorophyll contents of leaves of three Ranunculaceae plants under different shade conditions

2.2 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片光合响应参数的影响

图 2 可知，3 种毛茛科植物的光响应曲线均呈“抛物线形”。当 PAR 低于 400 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时，3 种植物的净光合速率（P_n）随光合有效辐射增加快速升高；当 PAR 介于 400 -800 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时，上升速度变缓慢；当 PAR 超过 800μmol·m^{-2}·s^{-1} 时，P_n 的变化趋势大致都趋于平缓甚至下降。



A. 毛茛；**B.** 华东唐松草；**C.** 卵瓣还亮草。

A. *Ranunculus japonicus*; **B.** *Thalictrum fortunei*; **C.** *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*.

B.

图 2 不同遮阴处理对 3 种毛茛科植物叶片光合-光响应曲线的影响

Fig.2 Effects of different shading treatments on photosynthesis-light response curves (PAR-P_n) in leaves of three Ranunculaceae plants

表 1 不同遮阴处理对 3 种毛茛科植物光合-光响应参数的影响

Table 1 Effects of different shading treatments on photosynthesis-light response parameters (PAR-P_n) in leaves of three Ranunculaceae plants

植物 Species	处理 Treatment	表观量子效率 AQY（$mol \cdot mol^{-1}$）	最大净光合速率 *P*max（$\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$）	光饱和点 LSP（$\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$）	光补偿点 LCP（$\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$）	暗呼吸速率 Rd（$\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$）
毛茛 *Ranunculus japonicus*	CK	0.068±0.007a	9.13±0.59c	1563.61±134.39a	76.69±3.75a	4.02±0.25a
	T1	0.075±0.001a	14.38±0.24a	1425.71±73.91ab	51.39±7.35b	2.39±0.06bc
	T2	0.074±0.001a	13.98±0.32a	1253.6±53.07bc	35.87±3.68c	3.14±0.25b
	T3	0.068±0.006a	12.53±0.01b	1134.8±29.74cd	30.35±4.32c	2.05±0.09c
	T4	0.053±0.004c	12.08±0.01b	998.68±8.19d	27.09±3.6c	1.31±0.07d
华东唐松草 *Thalictrum fortunei*	CK	0.044±0.004ab	9.12±1.16a	1227.14±26.69a	35.33±1.11a	1.54±0.03a
	T1	0.052±0.005a	7.32±1.44b	1209.1±7.74a	31.95±0.84b	1.46±0.03ab
	T2	0.047±0.002a	7.20±0.52b	1168.5±59.75a	27.06±1.18c	1.37±0.04b
	T3	0.036±0.002b	6.63±0.01b	1058.59±40.01b	23.20±1.4d	0.76±0.06c
	T4	0.016±0.006c	1.26±0.11c	842.99±29.85c	22.52±0.59d	0.39±0.05d
卵瓣还亮草 *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*	CK	0.04±0.001b	7.64±1.71c	1398.35±11.07a	76.20±4.86a	3.49±0.40a
	T1	0.044±0.002b	9.96±0.38ab	1238.53±132.04ab	62.83±5.04b	2.35±0.21b
	T2	0.055±0.005a	10.83±1.08a	1242.82±0.00ab	49.20±4.12c	1.93±0.12bc
	T3	0.035±0.005b	8.25±1.37ab	1183.50±69.87bc	46.19±0.00c	1.73±0.20c
	T4	0.02±0.001c	5.76±0.79d	1019.60±27.58c	35.17±3.07d	0.99±0.11d

注: CK、T1、T2、T3、T4 分别为全光照、30%、50%、70%、90%遮阴程度。表中数据均为平均值±标准偏差。不同小写字母表示在 0.05 水平上处理间差异显著。下同。

Note: CK, T1, T2, T3, T4 are full sunlight, 30% shade degree, 50% shade degree, 70% shade degree and 90% shade degree. The data in the table were $\bar{x} \pm s$. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The same below.

2.3 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 遮阴对 3 种植物快速叶绿素荧光参数的影响

由表 2 可知，3 种毛茛科植物的初始荧光（original fluorescence，Fo）变化趋势一致，均随遮阴程度增加先下降后上升。3 种植物的最大荧光（maximal fluorescence，Fm）、可变荧光（variable fluorescence，Fv）、PSⅡ最大光化学效率（maximal photochemical efficiency of PSⅡ，Fv/Fm）和 PSⅡ潜在活性（potential activity of PSⅡ，Fv/Fo）值随遮阴程度增加呈先上升后下降的趋势，基本都在 T3 环境下达到最大值，且与 CK 形成显著差异。

表 2 不同遮阴处理对 3 种毛茛科植物叶片叶绿素荧光特性的影响

Table 2 Effects of different shading on chlorophyll fluorescence characteristics of leaves of three Ranunculaceae plants

植物 Species	处理 Treatment	初始荧光 Fo	最大荧光 Fm	可变荧光 Fv	最大化学效率 Fv/Fm	PS II 潜在活性 Fv/Fo
毛茛 *Ranunculus japonicus*	CK	692.19±5.21a	3144.72±183.04b	2540.00±189.61b	0.807±0.013b	4.34±0.34c
	T1	650.93±10.05b	3655.64±103.93a	3004.71±103.31a	0.824±0.050ab	4.64±0.14bc
	T2	631.05±8.49bc	3676.99±187.01a	3045.94±141.84a	0.828±0.004a	4.84±0.15b
	T3	622.95±30.05c	3939.92±167.69a	3316.97±132.64a	0.842±0.010a	5.35±0.27a
	T4	684.61±7.38a	3696.89±277.35a	2997.13±263.97a	0.809±0.013a	4.46±0.06bc
华东唐松草 *Thalictrum fortunei*	CK	667.47±12.54c	2648.80±31.87e	1986.33±38.23d	0.745±0.019c	2.96±0.18c
	T1	647.17±39.87cd	2941.00±48.80bd	2271.17±67.50c	0.784±0.027ab	3.45±0.16b
	T2	607.92±9.88d	3256.00±44.52c	2566.17±19.00b	0.792±0.003a	3.89±0.05a
	T3	729.42±15.09b	3660.58±52.82a	2899.50±14.74a	0.792±0.009a	3.85±0.20a
	T4	792.57±26.44a	3378.35±87.72b	2562.11±49.17b	0.751±0.023b	3.36±0.12b
卵瓣还亮草 *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*	CK	514.67±3.33ab	2658.33±52.04c	2148.00±216.44c	0.807±0.013b	4.20±0.37b
	T1	512.42±7.30ab	3115.83±60.48b	2590.42±154.56b	0.835±0.006ab	5.01±0.12a
	T2	505.47±18.86b	3111.36±49.92b	2596.89±61.07b	0.835±0.007ab	5.06±0.28a
	T3	547.00±20.35ab	3533.47±89.36a	2986.47±77.99a	0.845±0.004a	5.46±0.18a
	T4	554.33±38.11a	2634.67±42.19c	1926.00±294.96c	0.779±0.035c	3.59±0.19c

2.3.2 遮阴对 3 种植物能量分配比率的影响

由图 3 可知，随光照强度减弱，3 种植物热耗散的量子比率（quantum ratio of heat dissipation，φDo）呈先下降后上升的变化趋势，且在 T3 条件下出现最低值，分别比 CK 下降了 17.10%、18.04%和 20.10%；在 T4 条件下出现上升，但均低于全光照环境。3 种毛茛科植物的电子传递量子产额（electron transport quantum yield，φEo）均随遮阴程度增加先上升后下降。三种植物均在 T3 条件下达到最大值，分别比 CK 处理升高了 17.31%，31.10%和 8.71%。

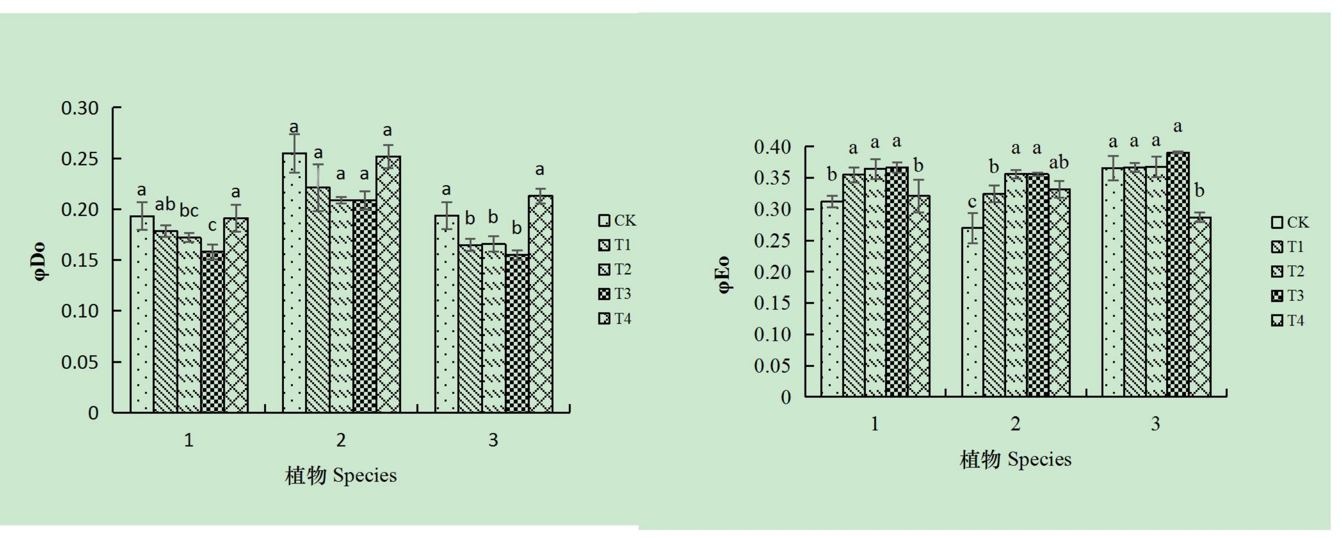


图 3 不同遮阴条件下 3 种毛茛科植物的能量分配比率

Fig. 3 Energy distribution ratios of three Ranunculaceae plants under different shade conditions

2.3.3 遮阴对 3 种植物 PSⅡ反应中心活性参数的影响

由图 4 可知，3 种毛茛科植物单位反应中心吸收的光能（light energy absorbed per unit reaction center，ABS/RC）均随遮阴程度增加呈先上升后下降的变化趋势。毛茛和卵瓣还亮草在 T3 环境下达到最大值，华东唐松草在 T2 条件下出现最大值，分别比 CK 增加 17.02%、8.04%和 29.19%。

3 种毛茛科植物单位反应中心耗散掉的能量（energy dissipated per unit reaction center，DIo/RC）随遮阴程度增加先下降后升高。毛茛和卵瓣还亮草在 T3 条件下出现最小值，华东唐松草在 T2 条件下达到最小值，分别比 CK 处理显著下降 30.47%，24.86%和 26.74%。

3 种毛茛科植物单位反映中心所捕获的光能（light energy captured per unit reaction center，TRo/RC）随遮阴程度增加先上升后下降。毛茛在 T2 条件下达到最大值，华东唐松草和卵瓣还亮草在 T3 环境下达到最大值，分别比 CK 增加 5.24%、19.30%和 5.12%。

3 种毛茛科植物单位反映中心用于传递电子的能量（energy used to transfer electrons per unit reaction center，ETo/RC）随遮阴程度增加先升后下降。毛茛在 T2 条件下达到最大值，华东唐松草和卵瓣还亮草在 T3 条件下达到最大值，比 CK 处理显著增加 10.54%、33.22%、22.85%。

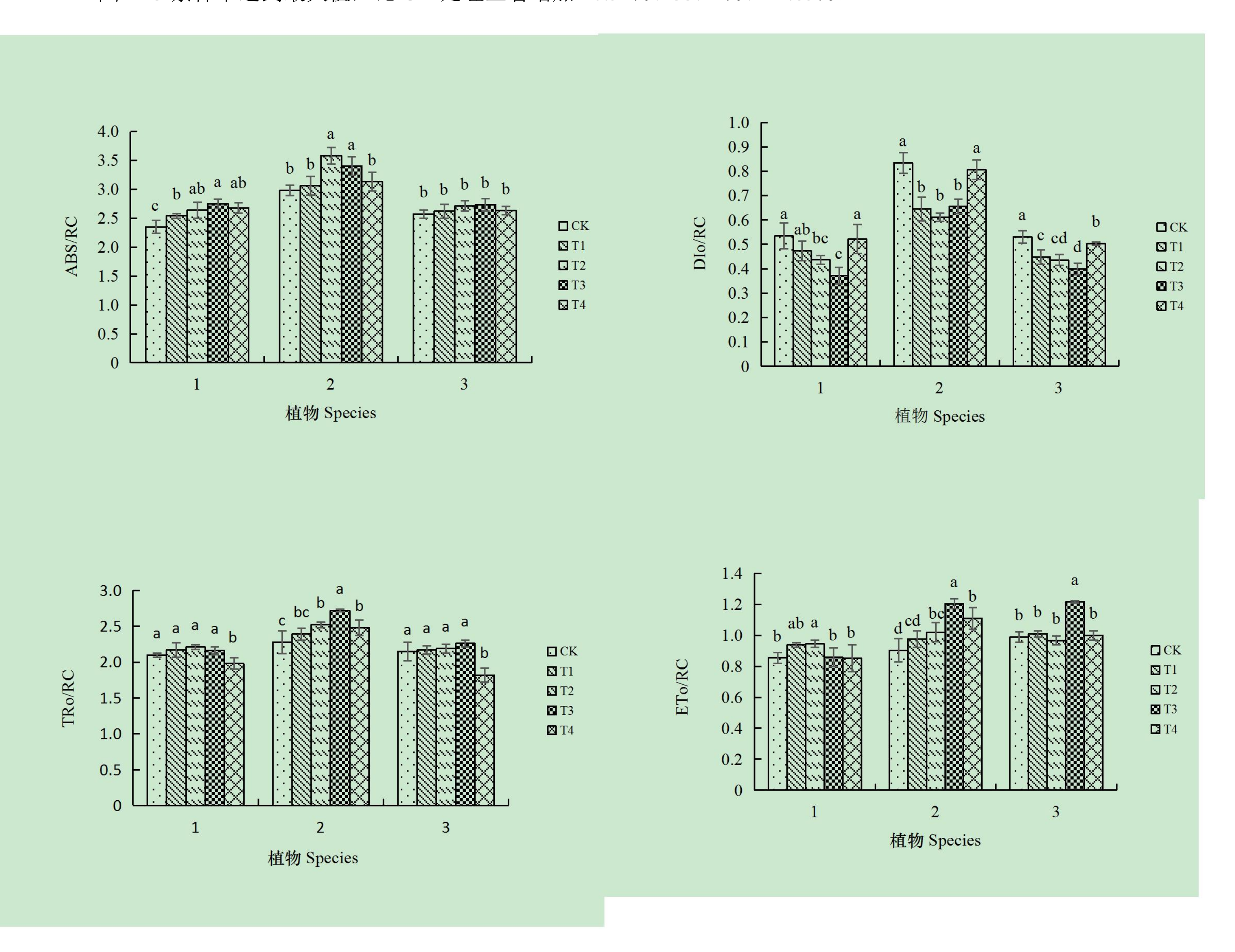


图 4 不同遮阴条件下 3 种毛茛科植物的 PSⅡ反应中心活性参数

Fig. 4 Activity parameters of PSⅡ reaction center of three Ranunculaceae plants under different shade conditions

2.3.4 遮阴对 3 种植物光合性能指数的影响

光合性能指数（photosynthetic performance index，PIabs）是以吸收光能为主的性能指数，能够反映光反应中心的活性变化和功能状况；综合性能指数（comprehensive performance index，PItotal）表示能量转化效率随胁迫程度增加程度。由图 5 可知，3 种植物的 PIabs 呈先升高后下降的趋势。毛茛和卵瓣还亮草在 T3 条件下达到最大值，分别比 CK 显著增加 74.08%、42.63%。华东唐松草在 T2 条件下达到最大值，比 CK 显著增加 82.83%。PItotal 随遮阴程度增加先升后下降，毛茛、华东唐松草和卵瓣还亮草分别在 T3 和 T2 条件下达到最大值，分别比 CK 显著增加 48.80%、87.94%和 37.41%。

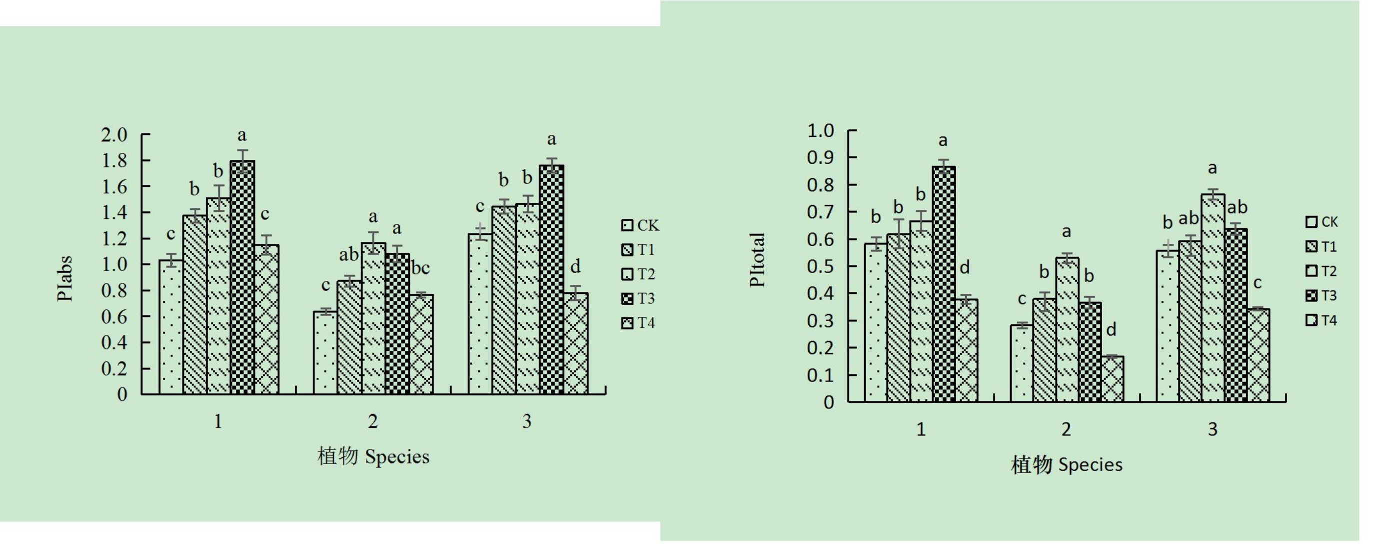


图 5 不同遮阴条件下 3 种毛茛科植物的光合性能指数

Fig. 5 Photosynthetic performance indices of of three Ranunculaceae plants under different shade conditions

2.4 3 种毛茛科植物耐阴性综合评价

本实验选取了 20 项指标进行耐阴性的综合分析，采用主成分分析将 20 个指标转化为相互独立的 4 个综合变量，其累计贡献率达 91.474%（表 3）。结果显示，第一主成分包括 Chla、Chlb、Chla+b、Car、Fm、Fv、Fv/Fm、Fv/Fo、φDo、φEo、TRo/RC、PIabs，贡献率达 44.909%，第二大主成分包括 Chla/b、AQY、Fo、DIo/RC，贡献率达 22.468%，第三大主成分包括 φEo、ABS/RC、PItotal，贡献率达 15.755%，第四大主成分包括 Rd，贡献率达 8.342%。四大主成分总贡献率达 91.474%。四个指标的综合权重分别为 0.491、0.246、0.172 和 0.091。根据 D 值的大小，3 种毛茛科植物中的耐阴能力的综合得分分别为为 0.091、0.804，0.420（表 4）。

表 3 3 种毛茛科植物综合指标系数及贡献率

Table 3 Comprehensive index coefficient and contribution rate of three Ranunculaceae plants

指标 index	第一主成分 The first principal component	第二主成分 The second principal component	第三主成分 The third principal component	第四主成分 The fourth principal component
Chla	0.853	-0.261	0.123	0.355
Chlb	0.792	-0.104	0.155	0.554
Chla+b	0.781	0.109	0.336	0.344
Chla/b	0.165	-0.698	0.395	-0.517
Car	0.863	-0.182	-0.313	0.155
AQY	-0.558	-0.742	0.241	0.156
Rd	-0.568	0.103	0.301	0.635

Fo	0.381	0.852	-0.321	0.039
Fm	0.727	0.545	-0.240	-0.159
Fv	0.761	0.332	-0.245	-0.385
Fv/Fm	0.934	-0.321	-0.024	0.014
Fv/Fo	0.832	-0.351	-0.339	-0.103
φDo	-0.748	0.549	0.348	-0.001
φEo	0.646	0.177	0.668	-0.238
ABS/RC	0.453	-0.557	-0.605	-0.059
DIo/RC	-0.245	0.778	0.191	-0.227
TRo/RC	0.862	0.260	0.340	0.137
ETo/RC	0.566	0.560	0.590	0.000
PIabs	0.699	-0.086	0.501	-0.204
PItotal	-0.025	-0.571	0.758	-0.201
特征根 Feature root	8.982	4.494	3.151	1.668
贡献率 Contribution rate	44.909	22.468	15.755	8.342
累计贡献率 Cumulative contribution rate	44.909	67.377	83.132	91.474

表4 3种毛茛科植物综合指标值、隶属函数值及综合得分

Table 4 Comprehensive index value, membership function value and comprehensive score of three Ranunculaceae plants

植物 Species	综合指标值 Composite indicators				隶属函数值 Membership function value				综合得分 Comprehensive score
	Y1	Y2	Y3	Y4	u(1)	u(2)	u(3)	u(4)	D 值
毛茛 *Ranunculus japonicus*	-1.856	-2.069	0.927	-0.440	-0.588	0.000	0.951	0.000	0.091
华东唐松草 *Thalictrum fortunei*	2.208	1.626	1.079	-0.207	1.000	1.000	1.000	0.214	0.804
卵瓣还亮草 *Delphinium anthriscifolium* var. *savatieri*	-0.352	0.443	-2.005	0.647	0.000	0.680	0.000	1.000	0.420
权重 weight					0.491	0.246	0.172	0.091	

3 讨论

3.1 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片叶绿素含量的影响

光合色素作为植物光合作用的载体，能够吸收、传递和转换光能以及影响植物的生长（金雅琴等，2011）。叶绿素的含量反映了植物捕获和吸收光能的能力，类胡萝卜素（Car）则具有光破坏防御和光量子捕获的功能，两者皆能影响植物在逆境中的适应能力（曾祥艳等，2021 和刘宝等，2011）。本研

究中，三种毛茛科植物的叶绿素 a（Chla）、叶绿素 b（Chlb）、叶绿素总量（Chl(a+b)）和 Car 总量随遮阴程度增加呈现上升趋势，说明植物通过增加叶绿素含量增加对光能的捕捉，从而适应弱光条件，同时，通过增加类胡萝卜素的含量以避免多余的吸收能量对光合系统造成伤害，从而保护光合机构（Bell& Danneberger，1999；Lichtenthaler et at.，2007）。此外，华东唐松草 Chla 和 Chl(a+b)含量在 90%的遮阴环境下出现下降趋势，这说明过度遮阴降低了其对弱光的适应能力从而减少了光合色素的合成。叶绿素 a/b 低是植物具有耐阴性的表现，一般而言，随光强的减弱，较多地提高叶绿素 b 的含量，以便捕捉更多光能，增强对光能的利用率（赵顺等，2014）。三种植物的 Chla/b 皆呈下降趋势，说明植物较多地提高叶绿素 b 的含量，以便增强对光能的利用能力，这与郑雪燕等（2022）和梁永富等（2019）对粗肋草(*Aglaonema commutatun*)和多花黄精（*Polygonatum cyrtonema*）的耐阴性研究结果一致。

3.2 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片光合响应参数的影响

表观量子效率（AQY）反映叶片在弱光情况下的光合能力，其值越大说明植物利用弱光的能力越强（杨丽婷等，2022）。本研究中，3 种毛茛科植物的 AQY 值均随遮阴程度增加呈现先升高后下降的趋势，毛茛和华东唐松草 30%遮阴条件下、卵瓣还亮草在 50%遮阴条件下的 AQY 值达到最大值，说明在适度遮阴的环境下 3 种毛茛科植物对弱光环境具有适应性，通过增加光量子效率来抵抗外界光照减弱，提升光合作用对弱光的利用效率，并且分别在 30%和 50%的遮阴度下对光的利用能力最强。植物的最大净光合速率（*Pmax*）反映了植物叶片的最大光合能力，较高的 *Pmax* 值意味着植物在光环境中可以将光能较大限度地转为化学能，进行较大限度的光合作用，以满足低光环境下植株的正常生长（SHARP et al.,1984；李冬林等，2019）。三种植物的 *Pmax* 值分别在 30%遮阴程度、全光照条件下达到最大值，说明三种植物能在全光照或适度遮阴条件下进行较大限度的光合作用，从而有利于自身营养物质的积累，这与王振兴等（2012）对闽楠(*Phoebe bournei*)幼树的研究结果一致。植物光饱和点（LSP）和光补偿点（LCP）的高低直接反映植物对弱光的利用能力，是植物耐阴性评价的重要指标，植物的 LCP 低表明其在弱光条件下顺利进行光合作用，有机物质向正向增长；LSP 低则表明植物光合速率随光量子通量的增大很快达到最大效率（张哲等，2013）。本研究中，三种植物的 LSP 及 LCP 随着光照的减弱呈下降趋势，表明其能在较低光强下进行最大效率光合作用，从而提高有机物积累，提供其生存生长的能量需求（刘慧民等，2016）。一般情况下，暗呼吸速率（Rd）随着光照强度的降低而降低，这有利于光合速率降低时干物质积累保持相对稳定，该研究中 3 种毛茛科植物通过降低暗呼吸速率来减少碳损耗（王振兴等，2012）。

3.3 遮阴对 3 种毛茛科植物叶片叶绿素荧光特性的影响

初始荧光（Fo）反映了植物荧光耗散及热耗散能量的情况，逆境条件下，Fo 的增加表明植物叶片类囊体膜受到损害，PSII 反应中心失活或被破坏（梁芳等，2010；黄秋娴等，2015）。三种植物 Fo 值分别在 90%、以及 70%遮阴条件下出现上升，说明过度遮阴使 PSⅡ反应中心受到了不可逆破坏或可逆失活。最大荧光（Fm）则能够反映植物 PSⅡ反应中心电子传递的潜力，三种植物在遮阴条件下 Fm 值呈现了先上升后下降的趋势，并在 70%的遮阴环境下有最大值，说明在 70%的遮阴环境下三种电子传递效率处于较佳状态，而过度的遮阴使其光合作用减弱（杜澜等，2019）。逆境条件下，Fv/Fm 和 Fv/Fo 的上升分别反映了植物增加了光合色素将光能转化为化学能的速度和效率，为碳同化积累更多的能量，改善植物叶片的光合功能（刘悦秋等，2017）。3 种植物的 Fv/Fm 和 Fv/Fo 值随遮阴程度增加先上升后下降，基本都在 70%遮阴条件下达到最大值，说明其在弱光下都有一定适应能力，其值下降说明植物难以承受弱光环境，这与梁文华等（2018）和田琳琳等（2019）对金叶风箱果 (*Physocarpus opulifolius‘Lutein’*)和玻璃苣 (*Borago officinalis*)的研究结果一致。

在遮阴环境下，热耗散的量子比率（φDo）减小，说明了植物用于热耗散的量子比率降低，电子传递量子产额（φEo）增加，表明植物用于电子传递的量子比率升高，本试验中，除 90%遮阴度外，φDo 呈现下降趋势，φEo 呈现上升趋势，表明三种植物除过度遮阴外可以通过调节 PSII 反应中心的能量分配比例，来实现对周围环境变化的适应性（贾浩等，2015）。单位反应中心吸收的光能（ABS/RC）、单位反映中心所捕获的光能（TRo/RC）和单位反映中心用于传递电子的能量（ETo/RC）反映了 PSII 反应中心 QA 在可还原状态时的活性，随遮阴程度增加逐渐增大，三种植物几乎都在 70%遮阴环境下

达到了最大值，说明在合适的遮阴环境下其叶片具备相对较高的能量利用率（黄秋娴等，2015）。而三种植物的单位反应中心耗散掉的能量（DIo/RC）均随遮阴程度增加先减小后增加，且在全光照环境下达到最大值，这说明强光下，这三种植物通过热耗散机制耗散了体内过剩的光能，从而达到保护光反应系统的目的，适度的遮阴可以使叶片有效减少热耗散的能量损失，而过度遮阴会使用于热耗散的光能增加（Wilson et al., 2006；田琳琳，2019）。光合性能指数（PIabs）、综合性能指数（PItotal）代表以吸收光能为基础的性能参数，表示能量转化效率，可直接影响植株在不利环境中的生长生存状态（Yusuf et al., 2011）。三种植物的 PIabs、PItotal 值随光照强度的下降呈现先上升后下降的趋势，说明适度遮阴可以促进高效率的捕获光能和电子传递，并且大部分捕获的光能传递到末端电子受体，提高了能量转化率（刘颖娇，2015）。

3.4 3 种毛茛科植物耐阴性综合评价

主成分分析法结合隶属函数对多个指标进行综合评价，能够弥补单个指标进行评价的片面性。本研究讨论了遮阴胁迫下三种毛茛科植物光合指标的变化情况，并且将各项指标换算成耐阴系数，利用主成分分析法将各项指标转换成四个主要成分，四个主要成分总贡献率达 91.474%，能够反映绝大部分信息，并且以 D 值大小作为评价植物耐阴性大小依据，D 值越大，植物耐阴性最强。结果表明，3 种毛茛科植物耐阴性强弱排序为华东唐松草（0.804）＞卵瓣还亮草（0.420）＞毛茛（0.091），其中华东唐松草耐阴性最强，适合应用于光照强度较低的环境。

4 结论

综上所述，3 种毛茛科植物在光照强度降低的情况下，会通过调整叶绿素含量、光合响应参数以及叶绿素荧光特性从而适应光环境的变化，但不同植物展现的适应性有所差别，因此通过对 3 种植物的各项指标进行主成分分析，并结合隶属函数分析法进行综合评价。结果表明，华东唐松草的耐阴性最强，其推广栽培的弱光环境较为广泛，可应用于郁闭度较低的林下空地、建筑背阴处，城市立交桥下等环境中，其余两种植物耐阴能力稍弱，园林中推广栽培范围应适当缩小。因此，应科学地考虑三种毛茛科植物不同光照条件下光合特性的差异，并具体分析种植环境的光照强度，以实现其在园林中的推广和应用。

参考文献：

BELL GE, DANNEBERGER TK, 1999. Temporal Shade on Creeping Bentgrass Turf [J]. Crop Sci, 39(4): 1142-1146.

CHEN P, YANG ZJ, XIAO RL, 2010. Effects of shading on tea garden eco-environment, tea tree photosynthesis and yield [J]. Anhui Agric Sci, 38(11): 5604-5605. [陈佩，杨知建，肖润林，2010. 遮阴对茶园生态环境及其茶树光合作用和产量的影响研究[J]. 安徽农业科学，38(11)：5604-5605.]

DU L, XIE JZ, LAI QX, et al., 2019. The effects of shading on photosynthetic characteristics and growth of *Dendrocalamopsis oldhami* seedlings in container [J]. Chin J Ecol, 38(1): 67-73. [杜澜，谢锦忠，赖秋香，等，2019. 遮荫对绿竹容器苗光合作用及生长的影响[J]. 生态学杂志，38(1)：67-73.]

HU LJ, YANG CD, 2015. Research progress on the medicinal value and cultivation physiology of *Coptis chinensis* [J]. Yangtze Agric. Univ., 12(21): 39-42. [胡露洁，杨朝东，2015. 黄连药用价值和栽培生理研究进展[J]. 长江大学学报(自科版)，12(21)：39-42.]

HUANG QX, ZHAO S, LIU CM, et al., 2015. Effects of shading treatments on chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings grown in iron tailings media [J]. Sci Silvae Sin, 51(6): 17-26. [黄秋娴，赵顺，刘春梅，等，2015. 遮荫处理对铁尾矿基质臭柏实生苗快速叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学，51(6)：17-26.]

JIA H, HAO JB, CAO HB, et al., 2015. Effects of shading oil fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of ‘Baojiahong’ Peach Leaves [J]. Acta Bot Boreali-Occident Sin, 35(9): 1861-1867. [贾浩，郝

建博，曹洪波，等，2015. 遮荫对‘保佳红’桃树叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响[J]. 西北植物学报，35(9)：1861-1867.]

JIN YQ, ZHANG LJ, LI DL, et al., 2011. Effect of drought stress on photosynthetic pigment and photosynthesis of *Sapium sebiferum* seedlings [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 33(4): 731-737. [金雅琴，张丽娟，李冬林，等，2011. 干旱胁迫对乌桕幼苗光合色素及光合性能的影响[J]. 江西农业大学学报，33(4)：731-737.]

LI DL, WANG H, JIANG H, et al., 2019. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Emmenopterys henryi* seedlings[J]. Acta Ecol Sin, 39(24): 9089-9100. [李冬林，王火，江浩，等，2019. 遮光对香果树幼苗光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 生态学报，39(24)：9089-9100.]

LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiments [M]. Beijing: Higer Education Press: 134-137. [李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社：134-137.]

LIANG F, ZHENG CS, SUN XZ, et al., 2010. Effects of low temperature and weak light stress and its recovery on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of cut flower chrysanthemun [J]. Chin J Appl Ecol, 21(1): 29-35. [梁芳，郑成淑，孙宪芝，等，2010. 低温弱光胁迫及恢复对切花菊光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报，21(1)：29-35.]

LIANG WH, LIANG L, SHI SB, 2018. Effects of shading on chlorophyll fluorescence parameters of *Physocarpus opulifolius* ‘Lutein’[J]. J W Chin For Sci，47(6): 57-61. [梁文华，杨露，史宝胜，2018. 遮阴对金叶风箱果叶绿素荧光参数的影响[J]. 西部林业科学，47(6)：57-61.]

LIANG YF, YI JN, WANG KC, et al., 2019. Response of growth and photosynthetic characteristics of *Polygonatum cyrtonema* to shading conditions[J]. Chin J Chin Mat Med, 44(1): 59-67. [梁永富，易家宁，王康才，等，2019. 遮阴对多花黄精生长及光合特性的影响[J]. 中国中药杂志，44(1)：59-67]

LICHTENTHALER HK, AČ A, MAREK MV, et al., 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species [J]. Plant Physiol Biochem, 45(8): 577-588.

LIU B, CHEN CJ, LIN DD, et al., 2014. Analyses of photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence parameter in leaves of 21 provenances of *Phoebe bournei* [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 36(1):7. [刘宝，陈存及，林达定，等，2014. 21 个闽楠种源叶片光合色素含量及叶绿素荧光参数分析[J]. 江西农业大学学报，36(1)：7.]

LIU HM, MA YL, WANG BC, et al., Photosynthetic adaptation to low light tolerance of two *Spiraea* species [J]. Acta Ecol Sin, 32(23): 7519-7531. [刘慧民，马艳丽，王柏臣，等，2012. 两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性[J]. 生态学报，32(23)：7519-7531.]

LIU HJ, XIE L, 2016. Advances in molecular phylogenetics of Ranunculaceae[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36(9): 1916-1924. [刘慧杰，谢磊，2016. 毛茛科分子系统发育研究进展[J]. 西北植物学报，36(9)：1916-1924.]

LIU YJ, 2015. Effects of shading on photosynthesis and PSⅡ reaction center in apple leaves [D]. Xianyang: Northwest A&F University: 21-23. [刘颖娇，2015. 遮阴对苹果叶片光合作用和 PSⅡ反应中心的影响[D]. 咸阳：西北农林科技大学：21-23.]

LIU YQ, SUN XY, WANG Y, et al., 2007. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioic* [J]. Acta Ecol Sin, 27(8): 3457-3464. [刘悦秋，孙向阳，王勇，等，2007. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响[J]. 生态学报，27(8)：3457-3464.]

LUO Y, XI JB, TAN XH, et al., 2013. Comprehensive evaluation of negative tolerance of 9 warm-season turfgrass and screening of its indexes [J]. Acta Pratacult Sin, 22(5): 239-247. [罗耀，席嘉宾，谭筱弘，等，2013. 9 种暖季型草坪草耐阴性综合评价及其指标的筛选[J]. 草业学报，22(5)：239-247.]

MENG JL, 2010. Reproductive strategies of three common species of Ranunculaceae at Alpine Meadow in Qinghai Tibetan Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 31-37. [孟金柳， 2010. 青藏高原高寒草甸 3 种常见毛茛科植物繁殖对策的研究[D].兰州：兰州大学：31-37.]

MO JB, JIANG CH, 2022. Detection of heat resistance physiological indexes of *Clematis florida*[J]. Zhejiang Agric Sci, 63(5): 1094-1097[莫健彬，蒋昌华，2022.铁线莲品种耐热生理指标检测[J].浙江农业科学，63(5)：1094-1097.]

MU YT, FAN DC, LV LJ, et al., 2022. Comparison of codon characteristics and phylogeny of chloroplast genome between Ranunculaceae and Paeoniaceae[J]. Bull Bot Res, 42(6): 964-975. [穆赢通，樊东昌，吕丽娟，等，2022. 毛茛科和芍药科叶绿体基因组密码子特征和系统发育比较[J].植物研究，42(6)：964-975.]

SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S, 1984. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration [J]. Plant Physiol, 75(1): 95-101.

SHI YY, 2020. Physiological response and comparison of four *Primulina* species under shade tolerance [D]. Beijing: Beijing Forestry University: 32-36. [史莹莹，2020. 4 种报春苣苔属植物对不同遮荫处理的生理响应及耐阴性比较[D]. 北京：北京林业大学：32-36.]

TIAN LL, WEI JQ, WANG ZH, et al., 2019. The effect of shading on photosynthesis and fluorescence parameters of *Borago officinalis* [J]. Hebei Agric Univ, 42(3): 81-87. [田琳琳，魏佳祺，王中华等，2019. 遮阴对玻璃苣光合特性的影响[J].河北农业大学学报，42(3)：81-87.]

WANG YN, DONG LN, DING YF, et al., 2020. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of four *Corydalis* species [J]. Chin J Appl Ecol, 31(3): 769-777. [王亚楠，董丽娜，丁彦芬，等，2020. 遮阴对 4 种紫堇属植物光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报，31(3)：769-777.]

WANG YY, BAI WF, YANG MQ, 2020. Structural variation and phylogenetic analysis of chloroplast genome in Ranunculaceae [J]. Molecul Plant Breed, 18(21): 7030-7043 [王媛媛，白万富，杨美青，2020. 毛茛科植物叶绿体基因组结构变异及系统发育分析[J]. 分子植物育种，18(21)：7030-7043.]

WANG ZX, ZHU JM, WANG J, et al., 2012. The response of photosynthetic characters and biomas allocation of *P. bournei* young trees to different light regimes [J]. Acta Ecol Sin, 32(12): 3841-3848. [王振兴，朱锦懋，王健，等，2012.闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J].生态学报，32(12)：3841-3848.]

WILSON A, AJLANI G, VERBAVATZ J M, et al. A soluble carotenoid protein involved in phycobilisome related energy dissipation in cyanobacteria [J]. The Plant Cell, 2006, 18(4): 992-1007.

WIT D M, GALVÃO C V, FANKHAUSER C, 2016. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development [J]. Ann Rev Plant Biol, 67(1): 513-37.

XIAO HM, ZHONG WH, CAO L, et al., 2019.Investigation on medicinal plant resources of Ranunculaceae in Xunwu County [J]. Clin Med Lit Electr, 6(3):179-180. [肖海明，钟卫红，曹岚，等，2019. 寻乌县野生毛茛科药用植物资源调查研究[J]. 临床医药文献电子杂志，6(3)：179-180.]

YANG LT, XIE YY, ZUO KY, et al., 2022. Effects of ramet ratio on photosynthetic physiology of *Indocalamus decorus* clonal system under heterogeneous light environment [J]. Chin J Plant Ecol, 46(1): 88-101. [杨丽婷，谢燕燕，左珂怡，等，2022. 分株比例对异质光环境下美丽箬竹克隆系统光合生理的影响[J]. 植物生态学报，46(1)：88-101.]

YU YY, HU D, WANG XL, et al., 2015. Characteristics of light intensity and light quality in different types of shade environments in urban areas [J]. Acta Ecol Sin, 35(23): 7748-7755. [于盈盈，胡聃，王晓琳，等，2015. 城市不同遮阴环境下光强和光质特征[J]. 生态学报，35(23)：7748-7755.]

YUSUF M A, KUMAR D, RAJWANSHI R, et al., 2010. Overexpression of γ-tocopherol methyl transferase gene in transgenic *Brassica juncea* plants alleviates abiotic stress: physiological and chlorophyll a fluorescence measurements [J]. BBA-Bioenergetics, 1797(8): 1428-1438.

ZENG XY, WANG K, WEI XJ, et al., 2021. Effects of different light intensities on photosynthetic and physiological characteristics of *Camellia nitidissima*[J]. Guangxi Silv Sin, 50(2): 132-137. [曾祥艳，王坤，韦晓娟，等，2021. 不同光强对金花茶光合生理特性的影响[J]. 广西林业科学，50(2)：132-137.]
ZHANG LJ, ZHANG FE, ZHANG Y, 2022. Physiological response characteristics of two *Clematis* plants seedlings under drought stress[J]. Molecul Plant Breed, 20(24): 8245-8254. [张丽娟，张凤娥，张玉，2022. 干旱胁迫下 2 种铁线莲幼苗的生理响应[J]. 分子植物育种，20(24)：8245-8254.]
ZHANG Z, HUANG SP, DU GJ, et al., 2013. Effects of shading on photosynthetic characteristics of four legume grasses [J]. Pratac Sci, 30(1): 44-51. [张哲，黄淑萍，杜桂娟，等，2013. 遮阴对 4 种豆科牧草光合特性的影响[J]. 草业科学，30(1)：44-51.]
ZHAO S, HUANG QX, LI YL, et al., 2014. Effects of shading treatments on photosynthetic characteristics of *Juniperus sabina* Ant. Seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 34(8): 1994-2002. [赵顺，黄秋娴，李玉灵，等，2014. 遮荫处理对臭柏幼苗光合特性的影响[J]. 生态学报，34(8)：1994-2002.]
ZHENG W, 2006. Study on chemical constituents of *Ranunculus japonicus* and development of several new Chinese medicines [D]. Hangzhou: Zhejiang University : 3-40. [郑威，2006. 毛茛化学成分的研究及几种中药新药的开发研究[D]. 杭州：浙江大学：3-40.]
ZHENG XY, 2022. Effects of shading on the growth, photosynthetic characteristics and nutrient accumulation of *Aglaonema commutatumd*[J]. J NE For Univ, 50(12): 31-36. [郑雪燕，2022. 遮阴处理对粗肋草生长、光合特性和养分质量分数的影响[J]. 东北林业大学学报，50(12)：31-36.]